

University of Groningen

Divergence and adaptive capacity of marine keystone species

Fietz, Katharina

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2017

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Fietz, K. (2017). *Divergence and adaptive capacity of marine keystone species*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen, University of Copenhagen]. Rijksuniversiteit Groningen.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



rijksuniversiteit
 groningen



KØBENHAVNS UNIVERSITET
NATURAL HISTORY MUSEUM OF DENMARK

Divergence and Adaptive Capacity of Marine Keystone Species

PhD thesis

to obtain the degree of PhD of the
University of Groningen
on the authority of the
Rector Magnificus Prof. E. Sterken
and in accordance with
the decision by the College of Deans,

and

to obtain the degree of PhD of
University of Copenhagen
on the authority of the
Rector Prof. H. Wegener
and in the accordance with
the decision by the College of Deans.

Double PhD degree

This thesis will be defended in public on

Friday 14 July 2017 at 09:00 hours

by

Katharina Fietz

born on 25 November 1985
in Geesthacht, Germany

Supervisors

Prof. P. J. Palsbøll

Prof. M. T. P. Gilbert

Co-supervisors

Dr. M. T. Olsen

Dr. M. T. Limborg

Assessment Committee

Prof. M. Bunce

Prof. D. van Elsas

Prof. S. Jarman

Dr. E. Lorenzen

Prof. B. Wertheim

Faculties	Faculty of Science and Engineering (Rijksuniversiteit Groningen) Faculty of Science (University of Denmark)
Author	Katharina Fietz
Title	Divergence and adaptive capacity of marine keystone species
Submitted on	31 March 2017

DANKSAGUNG.....	5
ACKNOWLEDGEMENTS.....	9
ENGLISH SUMMARY	13
NEDERLANDSE SAMMENVATTING.....	15
DANSK RESUMÉ.....	17
DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG	19
Chapter 1	22
INTRODUCTION.....	22
How can genetic divergence form?	22
Genetic divergence and ecological adaptation in marine vertebrates.....	24
Population and connectivity concepts	25
Demographic connectivity	26
Genetic connectivity.....	27
Tools for the study of marine vertebrate populations.....	27
Methods for investigating marine vertebrate populations, and the benefits of genetic tools.....	27
Usefulness of genetic tools for conservation and management and the timeliness for application	30
The holobiome concept	31
Utility and limitations of genetic tools employed in this study	33
i. Integration of modern and historic DNA	33
ii. Methods to detect population differentiation	34
iii. Methods to detect demographic history	35
iv. Methods to detect local adaptation.....	36
The Baltic Sea as a model	37
Study organisms.....	38
Grey seals	39
Humpback whales	40
Sand lances.....	41
Chapter 2	43
SHIFT OF GREY SEAL SUBSPECIES BOUNDARIES IN RESPONSE TO CLIMATE, CULLING AND CONSERVATION.....	43
Chapter 3	60

GENETIC INSIGHTS INTO THE EXTENT OF GENE FLOW BETWEEN THE TWO KNOWN HUMPBACK WHALE (<i>MEGAPTERA NOVAEANGLIAE</i>) BREEDING GROUNDS IN THE NORTH ATLANTIC, AND INTO THE EFFECTIVE SIZE OF THE BREEDING POPULATION IN CAPE VERDE	60
Chapter 4.....	85
MIND THE GUT: GENOMIC INSIGHTS TO POPULATION DIVERGENCE AND GUT MICROBIAL COMPOSITION OF TWO MARINE KEYSTONE SPECIES	85
Chapter 5.....	134
CONCLUSIONS	134
Implications for marine conservation management and the future	137
REFERENCES.....	140
PERSONAL BIOGRAPHY	157

Danksagung

Die letzten vier Jahre zeichnen sich aus durch eine beeindruckende Spanne persönlicher und professioneller Entwicklungen, neuer Entdeckungen und Rückschritte, Höhen und Tiefen. Für mich mit am beeindruckendsten war aber wohl die Entwicklung eines wirklichen Verständnisses für die unschätzbare Bedeutung und den Wert von Zusammenarbeit. Ich bin allen zutiefst dankbar, die mich auf dem Weg zu meiner Dissertation begleitet haben, die meine Projekte durch ihr Wissen und ihre Unterstützung bereichert haben und dank denen diese Zeit eine Schöne war.

Zu allererst möchte ich meine tiefe Dankbarkeit gegenüber meiner **Familie** ausdrücken. Meinen Eltern Erika und Jochen Fietz: Eure Liebe und Eure lebenslange Unterstützung haben mich zu dem Menschen gemacht, der ich heute bin und haben mich weiter gebracht als ich es jemals allein vermocht hätte. Es bedeutet mir unendlich viel, dass Ihr selbst dann an mich glaubt, wenn ich es selbst nicht kann, und dass Ihr mich immer dazu ermutigt, meine Träume zu verwirklichen (so verrückt die auch scheinen mögen). Tief empfundener Dank gilt meinem Bruder Malte Fietz dafür, dass Du mit deiner bodenständigen und ruhigen Art ein Fels in der Brandung für mich bist. Unendlicher Dank auch an meine Tante Heidi Rynski für Deine lebenslange Unterstützung und Verlässlichkeit in jeder Lebenslage. Nicht zuletzt gilt meine tiefe Dankbarkeit meinem Großcousin Rolf Rösner, der mir vieles ermöglicht hat, das ohne seine Hilfe unerreichbar geblieben wäre. Ich bin mir sicher, dass er sich, wäre er nicht vor zwei Jahren gestorben, mit mir über die Vollendung dieser Arbeit gefreut hätte. Worte können nicht beschreiben wie viel Ihr mir bedeutet.

Innige Dankbarkeit geht auch an meine **engsten Verbündeten**: ich bin sehr froh, dass Ihr als Komplizen bei allen möglichen und unmöglichen Unternehmungen, als Co-Abenteurer, Reisegefährten, Teilzeit-Seelenklempner und Quellen unerschöpflicher Freude Teil meines Lebens seid und dass Ihr es immer schafft, mich zum Lachen zu bringen.

An meine Meeresbiologie-Gefährtinnen: ich bin zutiefst dankbar, dass Jennifer Rehren Teil meines Lebens ist, deren übergroßes Herz für das Meer und all seiner Lebewesen ich sehr bewundere, und deren Seele ich mich eng verbunden fühle. Danke, dass Du stets ein offenes Ohr für all meine Gedanken und Sorgen hast, für Deine nimmermüden guten Ratschläge und für Dein endloses Korrekturlesen. Ich freue mich sehr, dass Du meine Paranymphe bist. Mein tiefer Dank geht auch an Johanna Zimmerhackel, die meine Liebe für die wunderbarsten aller Meeresgeschöpfe teilt und die eine tolle und inspirierende Partnerin während unserer Zeit bei Shark Savers Germany war. Deine neugiergetriebene und ruhige Herangehensweise an jegliche Probleme inspiriert mich immer wieder aufs Neue und ich bin sehr dankbar für Deinen Rat und Deine Unterstützung, die Du in schwierigen Zeiten immer bereitwillig gibst.

Ich bin unendlich froh darüber, Mareike Meyn an meiner Seite zu haben, meine jahrzehntelange engste Freundin, die sich meine Sorgen immer umsichtig anhört und die eine besondere Gabe für gute Ratschläge und für das Verbreiten von positiver Energie besitzt.

Und schließlich bin ich zutiefst dankbar dafür, dass mir das Leben während dieser Zeit Chris Höhne beschert hat, der seitdem jeden meiner Tage mit seiner Liebe, seiner nie ermüdenden Unterstützung und seiner Gabe dafür, selbst das unlösbarste Problem irgendwie konstruktiv zu relativieren, bereichert.

Mein herzlichster Dank geht an meine zwei **Doktorväter** Tom Gilbert und Per Palsbøll dafür, dass sie mir meinen Traumjob ermöglicht haben und mir große Freiheiten bei der Entwicklung meiner PhD-Projekte eingeräumt haben.

Tom, Du bist mit Abstand der effizienteste Mensch, dem ich je begegnet bin (beeindruckend sogar aus der Perspektive einer Deutschen ;-)); Tausend Dank für Deine Begleitung und Unterstützung, Deine einfühlsamen Ratschläge und Deine wahrhaft inspirierende Art, eine wissenschaftliche Gruppe zu leiten. Trotz Deines vollen Zeitplanes hat es mir nie an Deiner Unterstützung gemangelt und ich bin sehr dankbar für die Wichtigkeit, die Du meiner Arbeit stets beigemessen hast.

Per, ich bin sehr froh darüber, dass Du das „Risiko“ eingegangen bist, eine überenthusiastische Meeresbiologin unter Deine Fittiche zu nehmen, die erst kurz vor Beginn ihrer Doktorarbeit in die Welt der Populationsgenetik eingetaucht ist. Ich glaube, niemand hätte mir die Tugend professioneller Gründlichkeit besser näher bringen können als Du es getan hast. Vielen Dank dafür.

Des Weiteren geht tiefer Dank auch an meine **Co-Co-Betreuer**: Morten Tange Olsen, Deine tiefempfundene Leidenschaft für das Meer ist für mich ebenso inspirierend wie Deine motivierende und freundliche Art. Ich danke Dir vielmals dafür, dass Du mich in die Welt der marinen Populationsgenetik eingeführt hast, dass Du in schwierigen Zeiten stets eine Quelle guten Rates bist, dass Du Weltklasse darin bist, konstruktives Feedback zu geben, und dass Du Teile dieser Arbeit Korrektur gelesen hast. Ohne Dich wäre diese Doktorarbeit nicht zustande gekommen und ich kann nicht genug betonen, wie dankbar ich Dir für Deine Ermunterungen ganz zu Anfang bin und für Deine Hilfe dabei, einen Traum in die Tat umzusetzen. Peter Rask Møller, vielen vielen Dank für die Möglichkeit, am tollsten Fischprojekt des Naturhistorischen Museums mitzuarbeiten. Als ich mit vagen Ideen zu Dir kam, warst Du aufgeschlossen und begeistert und hast es mir durch Deine Unterstützung ermöglicht, diese Ideen in ein Projekt umzusetzen. Ich hatte sehr viel Freude an unseren vielen Fischgesprächen, der gemeinsamen Feldarbeit, und vor allem an Deiner begeisternden und unterstützenden Art. Danke, dass Du mich mit offenen Armen in eurer Ichthyologie-Gruppe willkommen heißen hast.

Morten Limborg, Du hast mein wissenschaftliches Leben zum perfekten Zeitpunkt betreten. Herzlichen Dank für Deine großartige Unterstützung im Sandaalprojekt, für aufschlussreiche

Diskussionen und das Teilen Deines Wissens, für Deinen Enthusiasmus für meine Arbeit und für Deine Hilfe bei der dänischen Übersetzung meiner Zusammenfassung.

Ich hatte das große Glück, Teil nicht nur einer, sondern zweier großartiger Arbeitsgruppen zu sein:

Besondere Wertschätzung geht an meine Kollegen und Freunde von **MarECon** und **GELIFES**, die in Groningen ein inspirierendes und fröhliches Arbeitsumfeld für eine Meeresliebhaberin wie mich kreiert haben: Andrea Cabrera, Du warst buchstäblich vom ersten bis zum letzten Tag an meiner Seite. Danke für Deine Freundschaft, unsere vielen tollen Konversationen und Deine Unterstützung in schwierigen Zeiten. An Deiner Seite zu arbeiten hat ebenso viel Spaß gemacht wie gemeinsam auf Abenteuerreise zu gehen, und ich freue mich sehr, dass Du meine Paranymphe bist. Vielen Dank an meine wunderbare Kollegin Anna Kopps für interessante Diskussionen und für Deine Unterstützung, emotional ebenso wie im Labor. Ein großes Dankeschön auch an Martine Berube und an Yvonne Verkuil für ihre Hilfe bei meinem Einstieg in die Laborarbeit. Corine Eising, Dein Rat und Deine Geduld haben mir stets viel bedeutet. Ich möchte auch Hinke Tjoelker Danke sagen für ihre stets freundliche und effiziente Unterstützung bei allen möglichen bürokratischen Belangen, ebenso wie Lionel Morgado für seine spontane Hilfe bei meinem Einstieg in die Welt der Simulationen. Großer Dank an Tom Oosting für sein enthusiastisches Engagement und für seine Hingabe in unserem Kap Verden-Haiprojekt. Jeroen Hoekendijk und Jurjan van der Zee, ich danke Euch für eure high-speed Last-minute-Hilfe bei den holländischen Übersetzungen meiner Zusammenfassung. Vania Rivera, Fri Engel, Leonie Huijser, Michael Fontaine, Ihr habt meine Tage an der Uni Groningen mit Inspiration, Wissen und Spaß bereichert.

Mein herzlicher Dank gilt auch der **EvoGenomics** und **GeoGenetics** Gruppe in Kopenhagen, die eine außergewöhnliche Ansammlung der intelligentesten und freundlichsten Menschen darstellt, denen ich je begegnet bin. Ich bin sehr glücklich, ein Teil dieser Gruppe gewesen zu sein, und ich bin unendlich dankbar für die Verbindungen, die ich hier geknüpft habe, für die Hilfe, die mir bei Bedarf stets zuteilwurde, für die Freundschaften, die ich hier geschlossen habe und für das Wissen, das ich hier erlangt habe. Ich habe das große Glück gehabt, dass wir in unserer Gruppe ein paar Bioinformatiker haben, die nicht nur brillant auf ihrem Gebiet sind, sondern auch zu den freundlichsten ihrer Art gehören: Shyam Gopalakrishnan und Filipe Viera, tausend Dank für eure nie endende Geduld und eure Hilfe. Weiterer bioinformatischer Dank auch an Aldo Carmona und Jose Samaniego. Christian Hintze, die gemeinsame Arbeit am Sandaalprojekt mit Dir hat viel Spaß gemacht. Ich denke noch immer voller Freude an unsere gemeinsamen Schlauchboot-Fischfangtouren und einige spätabendliche Probenahme-Aktionen im Museum (und bin froh, dass der freundlichste Wachmann von ganz Kopenhagen Dienst hatte, als wir den Alarm auslösten ;-)). Vielen Dank Mikkel Skovrind für viele anregende Diskussionen rund um das Thema Fischpopulationen in Nord- und Ostsee; unsere Teamarbeit macht mir viel Spaß. Danke auch an meine Kollaborationspartner während der Laborarbeit: Lara Puetz, George

Pacheco, Kristine Bohmann, ebenso wie Tina Brand, Pernille Olsen und Charlotte Hansen. Besonderer Dank an Marcus Krag, Henrik Carl, Felipe Torquato und Michelle Svendsen für ihr Mitwirken bei der Sandaalprobensammlung. Cecilie Toudal Pedersen, Sigrid Jensen und Sara Hillbom Guizani, es ist toll, dass Ihr bei Bedarf stets mit administrativem Rat zur Stelle wart. Anna, Sarah, Jonas, Xenia, Marce, Lis, Yas, Alice, Christian, Fatima, Shanlin, Eva, Nathan, Anne Marie, Ricardo, Cony, und alle anderen, die ich vergessen habe sollte (bitte verzeiht mir in dem Fall): Danke, dass Ihr dazu beigetragen habt, so ein tolles Arbeitsumfeld zu kreieren. Mikkel Sinding, Danke für Deine Freundschaft und für Deinen nie ermüdenden Eifer, wenn es darum geht mir einige eurer dänischen Traditionen näher zu bringen :-)

Ich bin ebenfalls sehr froh über die gute Zusammenarbeit mit einigen **Bakterienexperten** für den Microbiome-Teil meines Sandaalprojektes: Tue Kjærgaard Nielsen und Lars Hestbjerg, danke für ergiebige Diskussionen und für die schnelle Sequenzierung unserer Proben.

Nur dank der aufgeschlossenen Beteiligung einiger **Fischer** in der Nord- und Ostsee konnten wir das Sandaalprojekt in so großem Umfang durchführen. Ich bin zutiefst dankbar für ihr Vertrauen, für ihre Hilfe und für ihre Bereitschaft, mich an Bord willkommen zu heißen, und wünsche mir, dass diese gute Zusammenarbeit zwischen Wissenschaftlern und Fischern in der Zukunft weiter ausgebaut werden kann.

Vielen Dank an die Mitglieder des **Evaluations- und Prüfungskomitees**, dass sie sich die Zeit nehmen, meine Arbeit zu lesen und zu bewerten: Eline Lorenzen, Simon Jarman, Mike Bunce, Bregje Wertheim, Dick van Elsas und Wytze Stam.

Weiterhin möchte ich all jenen **Institutionen** danken, die meine Arbeit im Laufe der letzten Jahre finanziert haben: Der Universität Groningen für das Ubbo Emmius PhD Sandwich Stipendium und dem Naturkundemuseum von Dänemark für ein Doktorandenstipendium. Darüber hinaus haben die Rufford Small Grants-Stiftung, Shark Savers Germany und der KNAW Ecology Fund mein Haiprojekt auf den Kap Verden unterstützt, das ich im Laufe meiner Doktorarbeit durchgeführt habe.

Zu guter Letzt ein inniges Danke an meine **zweite Familie** Lee und Maxine Downs, die vor so vielen Jahren ihr Zuhause für mich geöffnet haben und die bis heute mein Leben bereichern; Ebenso wie an **meine Freunde**, die in den verschiedensten Teilen der Welt verstreut sind: an Inga Rieckmann und Laura Neumann, meine ewigen Verbindungen nach Hause; an Brooke Agee, meine Schwester im Geiste, der ich mich nahe fühle, auch wenn uns ein Ozean trennt; an Pablo Garcia Auñón, für seine Freundschaft und einige sehr spaßige Besuche in Groningen, Kopenhagen und Madrid.

Acknowledgements

This 4-year journey has been characterized by a remarkable width of personal and professional development, new discoveries and set-backs, up's and down's, and maybe most of all a true understanding of the meaning and value of collaboration. I am deeply grateful to all the people that have supported me throughout my PhD period, enriched my projects through their knowledge and assistance, and made this time a joyful one.

First and foremost I would like to express deep gratitude to my **family**. To my parents Erika and Jochen Fietz: Your love and your lifelong support made me who I am today and carried me further than I could ever have come without you. Thank you for believing in me in times of doubt and for constantly encouraging me to realize my dreams (as crazy as they may seem). A heartfelt thank you goes also to my brother Malte Fietz who with his calm and down-to-earth character is a pillar of strength to me, as well as to my aunt Heidi Rynski for her lifelong support and her reliability in any situation of life. Last but not least I feel sincere gratitude towards my second cousin Rolf who enabled me to do many things that would have been impossible without his help. I'm sure that he would share my joy in the completion of this thesis, hadn't he passed away two years ago. Words cannot express what you mean to me.

My heartfelt thanks go to my **closest allies**: as partners in crime, co-adventurers, travel companions, part-time psychologists and sources of inexhaustible joy, I'm so glad that you are the constants in my life that has so many changing variables, and for your ability to always make me smile.

To my two marine biology fellows: I'm endlessly thankful to have Jennifer Rehren in my life, whose huge heart for the ocean and all living beings I admire deeply, and whose soul I feel very close to. Thank you for always listening to and discussing whatever is on my heart and mind, for never tiring to provide insightful advice, for your infinite proof-reading, and for being my paranymp. My gratitude also goes to Johanna Zimmerhackel, who shares my passion for the most amazing creatures of the sea and who has been a great and inspirational partner during our time with Shark Savers Germany. Your curiosity-driven calm approach to solving problems continues to inspire me and I am so thankful for your support and advice during trying times. I'm also so glad that life put Mareike Meyn by my side, my decade-long closest friend, who always listens carefully to my worries, and who is extremely talented in providing good advice and positive energy. Finally, I am deeply thankful to have met Chris Hoehne along this journey, who ever since is brightening each one of my days with his love, his tireless support and his great talent of relativizing even the seemingly most serious problem in a constructive manner.

I am extremely grateful to my two **PhD supervisors** Tom Gilbert and Per Palsbøll for enabling me to pursue my dream career and for giving me a lot of freedom in the development of my PhD projects.

Tom, you are surely the most efficient person I have ever met (inspirational even from a German perspective ;-)); a million thanks for your constant guidance and support, your insightful mentorship, and your truly inspirational scientific leadership. Despite your tight schedule, I never lacked support from your side and deeply appreciate the importance you always ascribed to my work.

Per, I'm very grateful that you took your chances with an overly enthusiastic marine biologist who had only just gotten her feet wet in pop gen when starting this PhD. I don't think anyone could have taught me the virtue of professional thoroughness and expertise as well as you have. Thank you for this.

Further deep appreciation goes to my co-co-supervisors: Morten Tange Olsen, your passion for the marine environment is as inspiring to me as your motivating and joyful character. Thank you so much for introducing me to the world of marine population genetics, for always being a great support in times of uncertainty, for being world-class at providing constructive feedback, and for proofreading multiple stages of this work. Without you, this PhD would not have come to be and I cannot stretch enough how grateful I am for your encouragement in the beginning, and for engagement that helped to make this happen.

Peter Rask Møller, many many thanks for giving me the opportunity to work on the coolest fish project at SNM. When I came to you with some vague ideas, you were open-minded and enthusiastic and through your support enabled me to turn those ideas into a great project. I greatly enjoyed our many fish conversations, field trips, and above all your enthusiastic and supportive manner. Thank you for welcoming me into your ichthyology-working group with open arms.

Morten Limborg, you entered my scientific life literally at the perfect moment. Thank you so much for your great support in the sand lance project, for insightful discussions and sharing of your knowledge, for your enthusiasm in my work, and for your help with the Danish translation of my summary.

I've been lucky to be part of not only one, but two fantastic working groups:

Much appreciation goes to my colleagues and friends from **MarECon** and **GELIFES** who have created an inspirational and fun working environment for an ocean-addict like me in Groningen: Andrea Cabrera, you were literally by my side from the first day to the last: thank you for your friendship, our many good conversations and your support in times of doubt and difficulty. I enjoyed working by your side as much as our shared traveling adventures, and I am very glad that you agreed to be my paranymph. Many thanks to my wonderful office mate Anna Kopps for great discussions and for your support, emotionally and in the lab. Great appreciation also goes to Martine Berubé and Yvonne Verkuil for your help with getting me started in the lab. Corine Eising, your mentorship and your patience are so much appreciated. I'm also very thankful to Hinke Tjoelker for her constantly kind and efficient help with any kind of administrative issue, and to Lionel Morgado for his unhesitating help when I first emerged myself in the field of

simulations. Big thanks to Tom Oosting for his enthusiastic engagement and his dedication in the Cape Verde shark project. Jeroen Hoekendijk and Jurjan van der Zee, thanks a lot for some high-speed, last-minute Dutch summary translations. Vania Rivera, Leonie Huijser, Fri Engel, Michael Fontaine, thank you for adding inspiration, knowledge and fun to my days at Groningen University.

My warmest thanks also go to the **EvoGenomics** and **GeoGenetics** crews in Copenhagen, which hold an extraordinary aggregation of the brightest and most friendly people that I know. I have immensely enjoyed being a part of this place, and am so grateful for the connections I have made here, the help that I have found when needed, the friendships I have made, and the experience that I got here. I've been extremely fortunate that we have a couple of bioinformatics wizards in our group that are not only brilliant, but I'm certain are also the friendliest of their kind: Shyam Gopalakrishnan and Filipe Viera, thanks so much for your never-ending patience and support. Further bioinformatics thanks to Aldo Carmona and Jose Samaniego. Christian Hintze, it has been great working on the sand lance project together with you, I treasure our rubber dinghy fishing trips and am glad we got to join forces in some late-night sampling sessions at the museum (and only set off the alarm when the kindest security guard of Copenhagen was on duty :-)). Thank you Mikkel Skovrind for countless fruitful discussions about anything related to fish populations of the North and Baltic Sea; I much enjoy our mutual support and team work. Many thanks also to the people that have provided collaborations and advice during lab work: Lara Puetz, George Pacheco, Kristine Bohmann, as well as Tina Brand, Pernille Olsen and Charlotte Hansen. Special acknowledgements to Marcus Krag, Henrik Carl, Felipe Torquato, and Michelle Svendsen for their participation in sand lance sample collection. Cecilie Toudal Pedersen, Sigrid Jensen and Sara Hillbom Guizani, it's great that you were always on the spot for any administrative advice. Anna, Sarah, Jonas, Xenia, Marce, Lis, Yas, Alice, Christian, Fatima, Shanlin, Eva, Nathan, Anne Marie, Ricardo, Cony, and anyone else I may have forgotten (please forgive me if I did): thank you for adding to create such a nice working environment. Mikkel Sinding, thank you for your friendship and your continued eagerness to teach me some of those Danish traditions :-).

I very much appreciated the collaboration with a couple of **bacteria experts** in the microbiome part of my sand lance project: Tue Kjærgaard Nielsen and Lars Hestbjerg thank you for fruitful discussions, support and the timely sequencing of our samples.

The sand lance project was only possible to conduct at this scale thanks to the open-minded involvement of multiple **fishermen** in the Baltic and North Sea. I appreciate your help in sample acquisition and your willingness to take me aboard immensely, and I wish for such good collaboration between scientists and fisheries to grow in the future.

Many thanks to the members of the **reading and exam committees** for taking the time to read and evaluate my thesis: Eline Lorenzen, Simon Jarman, Mike Bunce, Bregje Wertheim, Dick van Elsas, and Wytze Stam.

I would further like to thankfully acknowledge the various institutions that provided **funding** throughout the last years: the University of Groningen provided me with an Ubbo Emmius PhD Sandwich Scholarship and the Natural History Museum of Denmark provided me with a PhD Scholarship to conduct this PhD. The Rufford Small Grants Foundation, Shark Savers Germany, and the KNAW Ecology Fund funded the investigation and conservation of key shark habitats in Cape Verde, a project that I conducted throughout my PhD time.

Lastly, deep thanks to my **second family** Lee and Maxine Downs, who've opened their home to me so many years ago, and who continue to enrich my life as a second set of parents; and to **my friends** in various parts of the world for giving me strength and joy every day: to Inga Rieckmann and Laura Neumann, my roots and eternal connections to home. To Brooke Agee, my sister at heart, to whom I feel close besides being an ocean apart. And to Pablo Garcia Auñón for his friendship and some extremely fun visits in Groningen, Copenhagen and Madrid.

English Summary

A multitude of anthropogenic actions ranging from overexploitation, pollution, and eutrophication to the introduction of invasive species impact the marine environment today (Jansson & Dahlberg 1999; Islam & Tanaka 2004; Pauly *et al.* 2005; Molnar *et al.* 2008). In combination with rapid environmental alterations brought about by climate change, these factors confer increasing pressure on marine organisms. An understanding of population divergence patterns, population sizes, and local adaptive capacities is an important baseline for the design of sustainable resource management measures and effective conservation actions. In this thesis, I took a population genetic approach to shed light on the above features of three different keystone organisms in the North Atlantic and Baltic Sea ecosystems.

In **Chapter 2**, my colleagues and I combined modern and historic nuclear and mitochondrial genetic markers with zooarchaeological, demographic, and life history data, in order to investigate the processes that drove colonization, extinction, and re-colonization of two grey seal subspecies (*Halichoerus grypus grypus* and *Halichoerus grypus atlantica*) in the Baltic Sea and North Sea. We revealed that the two subspecies diverged ca. 4,200 yrs BP due to an isolation process that was presumably initiated by cooling and increasing ice cover of the Baltic Sea 3,500-4,500 yrs BP, and upheld by continued anthropogenic disturbance. We further discovered that the historic grey seal population in (the geographically intermediate) Danish waters was genetically connected to the Central Baltic Sea, while recolonizers of the same region today stem from either North Sea or Baltic Sea. Lastly, we identified one location in the southwest Baltic Sea that harbors admixed individuals, suggesting that this might be a place of subspecies-reconnection in the near future.

Chapter 3 focuses on the extent of gene flow between the only two known North Atlantic humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding grounds, and its effect on the effective size of the breeding population in Cape Verde. Humpback whales in the North Atlantic have undergone a drastic depletion during the 19th and 20th century due to heavy whaling activity (Smith & Reeves 2003). Only within the last 60 years have they had a chance to recover thanks to dedicated conservation efforts (Best 1993). Our study was able to show that humpback whales in Cape Verde have likely undergone several historic and more recent population declines, and today may be at or below a minimum viable population size. In addition, we showed that the amount of long-term average gene flow between Cape Verde and the only other known breeding ground in the West Indies is very limited, and indeed is of the same level of magnitude as genetic differentiation in humpback whales between ocean basins (Jackson *et al.* 2014).

In **Chapter 4**, my colleagues and I investigated genome-wide population divergence patterns in two economically and ecologically important sand lance species (*Ammodytes tobianus* and *Hyperoplus lanceolatus*) in the Baltic Sea and North Sea. This study further took one step beyond focusing on the genome alone, and additionally drew on information about the associated fish gut and environmental water bacterial communities. Three findings emerged: Firstly, the Baltic Sea harbors unique genetic populations of sand lances that are differentiated from the North Sea. Genomic regions showed elevated divergence not only as a potential response to salinity- and SST-related natural selection, but these regions also correlated with the relative bacterial composition of the water. This could hint at a potential influence of environmental microbes on the adaptive genetic divergence of these marine fishes. Secondly, we confirmed that Baltic Sea *A. tobianus* exist as two genetic stocks co-occurring in the same habitat. Thirdly, the gut microbial communities of sand lances are not a mere reflection of environmental microbes, but rather the fishes themselves seem to excerpt some degree of internal control and selection.

The application of a range of molecular tools and their integration with environmental, count, life history, and microbial data in the thesis presented here hopefully demonstrate the usefulness of applying genetic methodology to the investigation of marine populations. I believe that this work further illustrates the wide utility of genetic and genomic methodology in a conservation-management framework. In the case of the Northern European grey seal, the findings of our study highlight the importance of distinguishing grey seals as different genetic and demographic units in Skagerrak, Kattegat, and the southwest Baltic when setting annual decimation quota (**Chapter 2**). Regarding the small North Atlantic humpback whale breeding population in Cape Verde, our work suggests that this population requires particular management attention, as it may be vulnerable to stochastic effects of inbreeding and to anthropogenic disturbances (**Chapter 3**). Lastly, our sand lance study results suggest that the different sand lance species differ in their population divergence patterns, and that as a result connectivity of different areas might not be comparable across species (**Chapter 4**). As such, it might be advisable to reconsider the current management scheme that is treating all occurring sand lance species as one.

Nederlandse Samenvatting

Heden ten dage staat het mariene milieu bloot aan een enorme verscheidenheid van antropogene verstoringen, zoals overexploitatie, vervuiling, eutrofiëring en de introductie van invasieve soorten (Jansson & Dahlberg 1999; Islam & Tanaka 2004; Pauly *et al.* 2005; Molnar *et al.* 2008). De effecten van deze factoren op mariene organismen worden bovendien versterkt door de snelle veranderingen in het klimaat. Voor het opstellen en implementeren van doeltreffende beschermingsmaatregelen en voor resource-management is het van essentieel belang om de grootte en divergentie van verschillende populaties te kennen, en te begrijpen in hoeverre populaties zich aan kunnen passen aan lokale omstandigheden. In dit proefschrift gebruik ik populatiegenetische methoden om bovenstaande kenmerken te onderzoeken bij drie verschillende sleutelorganismen in de ecosystemen van de Noord-Atlantische Oceaan en de Oostzee.

In **hoofdstuk 2** hebben mijn collega's en ik analyses van moderne en historische nucleaire en mitochondriale genetische markers gecombineerd met archeozoölogische, demografische, en life-history gegevens, om de kolonisatie, het uitsterven, en de her-kolonisatie te onderzoeken van twee ondersoorten van de grijze zeehond (*Halichoerus grypus grypus* en *Halichoerus grypus atlantica*) in de Oostzee en de Noordzee. Uit onze resultaten bleek dat de twee ondersoorten ca. 2200 jaar v. C. van elkaar zijn gesplitst, ten gevolge van een koude periode welke een toenemende ijsbedekking van de Oostzee veroorzaakte (1500-2500 v. C.). Deze splitsing werd vervolgens in stand gehouden door antropogene verstoring. Verder hebben we ontdekt dat de historische grijze zeehondenpopulatie in de (geografisch tussengelegen) Deense wateren genetisch is verbonden met de populatie in de centrale Oostzee, terwijl zeehonden die hetzelfde gebied vandaag de dag her-koloniseren uit zowel de Noordzee als de Oostzee komen. Tot slot identificeerden we een locatie in de zuidwestelijke Oostzee waar individuen van beide ondersoorten voorkomen, wat suggereert dat dit een plaats is waar de twee populaties weer kunnen gaan overlappen.

Hoofdstuk 3 focust op de mate van genetische uitwisseling tussen de enige twee bekende paringsgronden van de Atlantische bultrug (*Megaptera novaeangliae*) en op het effect van die uitwisseling op de effectieve grootte van de populatie die paart bij Kaapverdië. Het aantal bultruggen in de Noord-Atlantische Oceaan is in de 19e en 20e eeuw gedecimeerd door de walvisjacht (Smith & Reeves 2003). Pas in de afgelopen 60 jaar hebben Noord-Atlantische bultruggen de kans gehad om zich hiervan te herstellen, dankzij specifieke beschermingsmaatregelen (Best 1993). Onze studie laat zien dat de Kaapverdische bultrug populatie waarschijnlijk geleden heeft onder verschillende historische en recente afnames en dat deze populatie vandaag de dag op, of zelfs onder een minimale levensvatbare grootte zit.

Daarnaast hebben we laten zien dat de uitwisseling van genetisch materiaal tussen Kaapverdië en de enige andere bekende paringsgrond in de Noord-Atlantische Oceaan (in het Caribisch gebied) zeer beperkt is en van hetzelfde niveau is als tussen bultrug populaties in verschillende oceanen (Jackson *et al.* 2014).

In **hoofdstuk 4** onderzochten mijn collega's en ik patronen in populatiedivergentie op genoomniveau in twee economisch en ecologisch belangrijke soorten zandspiering (*Ammodytes tobianus* en *Hyperoplus lanceolatus*) in de Oostzee en de Noordzee. Daarnaast werd gekeken naar informatie over de darm flora en bacteriële gemeenschappen uit het omgevingswater. Drie bevindingen kwamen naar voren: ten eerste bleek dat de Oostzee unieke genetische populaties van zandspieringen herbergt, die onderscheiden kunnen worden van die in de Noordzee. Bepaalde gebieden van het genoom vertoonden een verhoogde divergentie, wat niet alleen een mogelijke respons is op zout- en temperatuur-gerelateerde natuurlijke selectie, maar wat ook gecorreleerd is met de bacteriële samenstelling in het water. Dit zou kunnen wijzen op een mogelijke invloed van microben op de adaptieve genetische divergentie van deze zeevissen. Ten tweede konden we bevestigen dat *A. tobianus* in de Oostzee bestaat uit twee genetisch verschillende populaties die voorkomen in dezelfde habitat. Tot slot vonden we dat de darmflora van zandspieringen niet slechts de bacteriële gemeenschappen uit het omgevingswater weerspiegelt, maar dat de vissen zelf in zekere mate een vorm van interne controle en selectie op hun darmflora lijken te hebben.

De toepassing van een reeks van moleculaire technieken in combinatie met gegevens over milieuvariabelen, aantallen, life history en microben in dit proefschrift demonstreert hopelijk het nut van deze technieken bij onderzoek van mariene populaties. Daarnaast ben ik van mening dat dit werk de brede inzetbaarheid van genetische en genomische methodes in een conservatie- en management framework aantoont. In het geval van de Noord-Europese grijze zeehond benadrukken de resultaten van onze studie het belang om onderscheid te maken tussen verschillende genetische en demografische eenheden in het Skagerrak, Kattegat en de zuidwestelijke Oostzee voor vaststelling van de jaarlijkse vangst quota (**hoofdstuk 2**). Met betrekking tot de kleine Noord-Atlantische bultrug populatie in Kaapverdië suggereert ons werk dat deze populatie bijzondere aandacht vereist, omdat ze kwetsbaar kan zijn voor de stochastische effecten van inteelt en antropogene verstoringen (**hoofdstuk 3**). Ten slotte suggereren de resultaten van ons zandspiering onderzoek dat de twee soorten zandspiering verschillen in hun populatie-divergentie-patronen, en dat als gevolg hiervan de connectiviteit van de verschillende gebieden niet vergelijkbaar zou kunnen zijn tussen soorten (**hoofdstuk 4**). Daarom is het wellicht raadzaam om het huidige management, dat alle voorkomende zandspieringsoorten als een enkele soort behandelt, te heroverwegen.

Dansk Resumé

Menneskelige aktiviteter som overfiskeri, forurening, eutrofiering og introduktion af invasive arter medfører signifikante påvirkninger på havmiljøet (Jansson & Dahlberg 1999; Islam & Tanaka 2004; Pauly *et al.* 2005; Molnar *et al.* 2008). Sammen med miljøændringer forårsaget af klimaforandringer, betyder ovenstående aktiviteter, at mange marine organismer i dag er under pres og i fare for helt at forsvinde fra visse områder. Viden om hvordan lokale populationer varierer i tid og rum, samt hvordan de kan tilpasse sig ændrede miljøforhold er vigtig i forhold til at udvikle optimale forvaltningsstrategier for en given art. I denne afhandling præsenterer jeg en populationsgenetisk tilgang til at belyse ovenstående faktorer for tre forskellige nøglearter i det Nordlige Atlanterhav og i Østersøen.

I **kapitel 2** belyser mine kolleger og jeg hvilke processer, der har haft betydning for hvordan to underarter af gråsæl (*Halichoerus grypus grypus* og *Halichoerus grypus atlantica*) historisk set koloniserede, forsvandt, og re-koloniserede deres levesteder i Nordsøen og Østersøen. Jeg analyserede DNA fra både moderne og historiske prøver ved hjælp af både kerne og mitokondrie markører. De molekylære data blev analyseret sammen med zooærkeologiske, demografiske, og livshistorie metadata for de forskellige arter. Dette studie viste, at de to underarter blev splittet op for ca. 4.200 år siden, og at dette sandsynligvis skyldes afkøling og øget isdække af Østersøen for ca. 3.500-4.500 år siden. Menneskelige påvirkninger har yderligere bevirket til fortsat isolering af de to sæl underarter. Vores resultater viste også, at den historiske population af gråsæl i de indre danske farvande var genetisk beslægtet med populationen i den centrale Østersø, hvorimod den nuværende bestand i de indre danske farvande består af sæler fra enten Nordsøen eller Østersøen. Vi identificerede også genetisk blandede gråsæler på en lokalitet i den sydvestlige Østersø, hvilket tyder på, at de to underarter hybridiserer i begrænset omfang i dag.

I **kapitel 3** studerede jeg pukkelhvaler (*Megaptera novaeangliae*) fra de to eneste kendte yngleområder i det nordlige Atlanterhav med henblik på at belyse graden af gen flow mellem hvaler fra de to områder, og hvordan dette påvirker den effektive størrelse af populationen ved Cap Verde. Hvalfangst i det 19. og 20. århundrede medførte drastiske reduktioner i bestandsstørrelsen af pukkelhvaler i det nordlige Atlanterhav (Smith & Reeves 2003). Først indenfor de seneste 60 år er bestanden igen begyndt at stige i antal takket være dedikerede forvaltningstiltag (Best 1993). I dette studie viser vi, at pukkelhval populationen ved Cap Verde har været reduceret til få individer flere gange over både historisk og nyere tid, og at populationen i dag er under en såkaldt minimums størrelse krævet for langsigtet overlevelse. Vores resultater afslørede også, at gen flow mellem pukkelhvaler fra Cap Verde og den anden kendte yngleplads i Atlanterhavet ved de Vest Indiske øer er meget lille og i samme størrelsesorden som mellem Oceaner (Jackson *et al.* 2014).

I **kapitel 4** brugte vi en populations genomisk tilgang til at undersøge populationsstruktur i to økonomisk og økologisk vigtige arter af tobis (*Ammodytes tobianus* and *Hyperoplus lanceolatus*) i Østersøen og Nordsøen. Udover blot at kigge på tobiserne eget genom tog vi et skridt videre i dette studie og analyserede ligeledes hele den associerede mikrobielle sammensætning i tarmen hos enkelte fisk. Vi inkluderede ligeledes eksisterende data for den mikrobielle sammensætning i havvandet som en ny type parameter i en landskabsgenetisk analyse af potentielle tilpasninger til lokale miljøer. Vores resultater viste, at tobis populationer i Østersøen er genetisk forskellige fra populationer i Nordsøen hos begge arter. Vi identificerede også statistisk support for at flere genetiske markører er under selektion. Allel frekvenser hos mange af disse markører korrelerer med salinitet og temperatur, flere markører korrelerer også med den relative forekomst af visse bakteriegrupper i det omgivende havvand. Dette kan tyde på, at lokale tobis populationer, udover salinitet og temperatur forhold, også har tilpasset sig bakteriesammensætningen i det omgivende havvand. Herudover viste vi, at to genetisk forskellige populationer af *A. tobianus* lever side om side i den centrale Østersø. Til sidst viste vi, at den mikrobielle sammensætning i tarmen hos tobis ikke afspejler det omgivende havvand, hvilket tyder på at tobis har en indre selektion og kontrol over hvilke bakterier, der lever i tarmen.

Den integrerede anvendelse af molekylære metoder og hhv. miljøparametre, livshistorie træk, and mikrobielle data i denne afhandling, kan forhåbentlig være med til at demonstrere værdien af genetiske metoder til at studere marine populationer. Mit arbejde illustrerer også det store potentiale ved fortsat at udvikle brugen af molekylære metoder i forbindelse med forvaltning af marine ressourcer. I **kapitel 2** viste vi for eksempel, at det er vigtigt at inddele gråsæler fra Skagerrak, Kattegat, og Østersøen i forskellige genetisk og demografisk populationer, når der skal sættes årlige kvoter for bestandsregulering. I **kapitel 3** afslørede vi, at den lille lokale pukkelhval population ved Cap Verde er sårbar overfor indavl og stokastiske variationer på grund af menneskelige og/eller naturlige forandringer, og at den derfor ikke bør udnyttes kommercielt. **Kapitel 4** afslørede at de to tobisarter udviser meget forskellig populationsstruktur, og at resultater ikke umiddelbart kan overføres mellem arter. Dette resultat har betydning for den nuværende forvaltningsmodel, hvor de to arter betragtes som én enkel kommerciel 'art'.

Deutsche Zusammenfassung

Eine Vielzahl anthropogener Einflüsse von Überfischung, Verschmutzung und Eutrophierung bis hin zu der Einführung invasiver Arten belasten heutzutage marine Ökosysteme (Jansson & Dahlberg 1999; Islam & Tanaka 2004; Pauly *et al.* 2005; Molnar *et al.* 2008). In Kombination mit sich rasch ändernden Umweltbedingungen üben diese Faktoren zunehmenden Druck auf marine Organismen aus. Vor diesem Hintergrund ist der Schutz der marinen Umwelt wichtiger denn je. Um Ressourcenmanagement und Schutzmaßnahmen nachhaltig gestalten zu können, ist ein grundlegendes Verständnis der Divergenzmuster mariner Populationen, ihrer Populationsgrößen und ihrer Fähigkeit, sich an lokale Bedingungen anzupassen, dabei von besonderer Wichtigkeit. In der hier vorliegenden Arbeit habe ich einen populationsgenetischen Ansatz gewählt, um diese Faktoren in drei Schlüsselarten des Nordatlantiks und der Ostsee zu untersuchen.

In **Kapitel 2** haben wir moderne und historische nukleare und mitochondriale molekulare Marker mit zooarchäologischen, demographischen und Lebensverlaufsdaten kombiniert, um die Prozesse zu untersuchen, die zur Kolonisation, Ausrottung und Wiederkolonisation der Ost- und Nordsee durch zwei Kegelrobbenunterarten (*Halichoerus grypus grypus* und *Halichoerus grypus atlantica*) geführt haben. Unsere Ergebnisse zeigen, dass beide Unterarten vor ca. 4,200 Jahren divergiert sind. Grund hierfür ist wahrscheinlich ein Isolationsprozess, der durch einen Temperaturabfall und die sich ausdehnenden Eismassen in der Ostsee vor 3,500 – 4,500 Jahren initiiert wurde, und später durch anthropogene Störungen aufrechterhalten wurde. Ferner konnten wir zeigen, dass die historische Kegelrobbenpopulation in den (geographisch zentral gelegenen) Dänischen Gewässern genetisch der Ostseepopulation angehörte, während die Kegelrobben, die heute dieselben Gewässer erneut kolonisieren, genetisch sowohl der Ostsee- als auch der Nordseepopulation entstammen. Darüber hinaus konnten wir eine Region in der südwestlichen Ostsee identifizieren, die genetisch „gemischte“ Individuen beherbergt und die in naher Zukunft ein Ort sein könnte, an dem die zwei Kegelrobbenunterarten wieder hybridisieren.

In **Kapitel 3** habe ich Buckelwale (*Megaptera novaeangliae*) aus den zwei einzigen bekannten Paarungsgebieten im Nordatlantik im Hinblick darauf untersucht, welches Ausmaß an Genfluss zwischen diesen beiden Gebieten besteht und wie groß die Population um die Kap Verden ist. Buckelwale wurden im Nordatlantik im 19. und 20. Jahrhundert stark bejagt und haben daher einen starken Populationsrückgang verzeichnet (Smith & Reeves 2003). Erst während der letzten 60 Jahre haben intensive Schutzmaßnahmen dazu geführt, dass die Populationen sich erholen konnten (Best 1993). In dieser Studie konnten wir zeigen, dass Buckelwale um die Kap Verden in historischer und jüngster Vergangenheit mehrere Populationsrückgänge zu verzeichnen hatten und dass ihre Populationsgröße sich heute an oder unter der Schwelle zur kleinsten

überlebensfähigen Populationsgröße befindet. Darüber hinaus haben wir gezeigt, dass das Ausmaß an Genfluss zwischen den Kap Verden und den einzigen anderen bekannten Paarungsgebieten in Westindien nicht grösser ist als das zwischen den Buckelwalpopulationen verschiedener Ozeanbecken (Jackson *et al.* 2014).

In **Kapitel 4** haben meine Kollegen und ich genom-weite Divergenzmuster von Populationen zweier ökonomisch wie ökologisch wichtiger Sandaalarten (*Ammodytes tobianus* und *Hyperoplus lanceolatus*) in der Ostsee und Nordsee untersucht. Wir sind in dieser Studie noch einen Schritt weiter gegangen als uns ausschließlich auf das Genom zu fokussieren, und haben darüber hinaus auch genetische Daten von Bakteriengemeinschaften des Fischdarms sowie der umgebenden Gewässer mit einbezogen. Die drei wichtigsten Erkenntnisse dieser Studie sind Folgende: Wir konnten zeigen, dass die Ostsee genetisch einzigartige Sandaalpopulationen beherbergt, die sich von den Populationen der Nordsee unterscheiden. Einige Regionen des Genoms mit erhöhter Divergenz korrelierten nicht nur mit Fluktuationen im Salzgehalt und in der Wassertemperatur, sondern ebenfalls mit der relativen Bakterienzusammensetzung des Wassers. Dies könnte auf einen möglichen Einfluss von Umweltmikroben auf die adaptive genetische Divergenz dieser Fische hindeuten. Zweitens haben wir bestätigt, dass *A. tobianus* in der Ostsee in zwei genetisch unterschiedlichen Beständen existiert, deren Habitate sich überschneiden. Drittens zeigt unsere Studie, dass die Bakterienzusammensetzung des Sandaaldarms keine reine Reflexion von Umweltmikroben ist, sondern dass die Fische zumindest bis zu einem gewissen Grad durch interne Kontrolle und Selektion die Bakterienzusammensetzung ihres Darms beeinflussen.

Die Anwendung einer Reihe molekularer Werkzeuge und ihre Integration mit Umwelt-, Zählungs-, lebensgeschichtlichen und mikrobiellen Daten in der hier präsentierten Dissertation zeigt hoffentlich, welcher großer Nutzen aus der Anwendung genetischer Methoden für die Untersuchung mariner Populationen resultieren kann. Ich denke, dass diese Arbeit darüber hinaus den breiten Nutzen genetischer und genomischer Methoden in einem Naturschutz- und Management-Framework veranschaulicht. Im Fall der nordeuropäischen Kegelrobben heben die Erkenntnisse unserer Studie hervor, wie wichtig es ist, Kegelrobbenbestände im Skagerrak, Kattegat und in der südwestlichen Ostsee bei der jährlichen Festlegung von Dezimierungsquoten als verschiedene genetische und demographische Einheiten zu behandeln (**Kapitel 2**). Die Ergebnisse unserer Analysen der nordatlantischen Buckelwalpopulationen deuten darauf hin, dass die Population um die Kap Verden besonderer Aufmerksamkeit in Bezug auf Management bedarf, da sie aufgrund ihrer geringen Größe anfällig für stochastische Effekte von Inzucht und für anthropogene Störungen sein kann (**Kapitel 3**). Die Ergebnisse unserer letzten Studie schließlich zeigen, dass die zwei Sandaalarten sich in Bezug auf Divergenzmuster zwischen den Populationen unterscheiden (**Kapitel 4**). Resultierend daraus kann es sein, dass die Populationskonnektivität möglicherweise nicht artübergreifend vergleichbar ist. Vor diesem

Hintergrund könnte es ratsam sein, das gegenwärtige Managementschema zu überarbeiten, das Sandaale in der kommerziellen Fischerei wie eine einzige ‚Art‘ behandelt.